IOLOGISKA FÖRENINGENS
FÖRHANDLINGAR.

VERHANDLUNGEN DES BIOLOGISCHEN VEREINS
IN
STOCKHOLM.

R DEN BAU DER OBERFLÄCHENSCHICHT DER GROSSHIRNRINDE BEIM MENSCHEN UND BEI DEN SÄUGETHIEREN

VON

GUSTAF RETZIUS.

STOCKHOLM 1891.
AFTONBLADETS AKTIEBOLAGS TRYCKERI.

Biologiska Föreningens Förhandlingar.
Verhandlungen des Biologischen Vereins in Stockholm.
Band III. Januari—Mars 1891. N:r 1—6.

12.

Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren.

Von

Gustaf Retzius.

(Vorgetragen am 15. März 1891).

Die wichtige Frage vom feineren Bau der Grosshirnrinde ist, rotz der Entdeckungen auf dem Gebiete des centralen Nerven-ystems, welche in Folge der bahnbrechenden Arbeiten Golgis wäh-end der letzten Jahre gemacht wurden, merkwürdiger Weise, nicht o in den Vordergrund getreten, wie man erwarten konnte. Unsere Kenntnisse vom Bau des Rückenmarks und der Kleinhirnrinde ind in der That besonders durch Cajals und Köllikers erfolg-eiche Untersuchungen weit mehr bereichert worden. Zwar hatte chon Golgi selbst wichtige Aufschlüsse gegeben, vor Allem in Betreff der *Axencylinderfortsätze* — der sog. nervösen Ausläufer — er Pyramidenzellen, bei welchen er zeigte, dass sie nicht ganz ngetheilt in Nervenfasern der weissen Substanz übergehen, son-ern schon vorher feine verzweigte Seitenäste abgeben; der Bau es Gyrus hippocampi und des Bulbus olfactorius wurde auch von im zu speciellen Forschungen ausgewählt und in mancher Hin-cht aufgehellt. In Betreff der sog. *Protoplasmafortsätze* der Pyra-nidenzellen der übrigen Grosshirnrinde kam aber Golgi zu sehr genthümlichen Ansichten, indem er sie bei diesen wie bei ande-en Ganglienzellen nicht als »nervöse», sondern nur als »nutritive» ortsätze ansah und sie nach relativ venigen Theilungen zur Hirn-berfläche verlaufen und in Verbindung mit den Neurogliazellen nd den Blutgefässen treten liess. Was aber die Neurogliazellen etrifft, ist es v. A. Golgis Verdienst, solche, in verschiedener Veise von anderen Forschern erwähnten Zellen und Fasern in er oberflächlichen Schicht der Gehirnrinde *sicher* dargestellt zu aben; er sah sie hier in der Oberflächenschicht der Hirnrinde s rundliche oder vorwiegend sternförmige Zellen mit vielen, oft norm langen, unverästelten Ausläufern.

Im vorigen Jahre erschien dann eine aus GOLGIS Laboratorium ausgegangene Abhandlung von MARTINOTTI,[1]) welcher im Ganzen die Angaben GOLGIS betreffs der Axencylinder und Protoplasmafortsätze der Pyramidenzellen bestätigte, aber noch dazu die wichtige Entdeckung von Ganglienzellen mittheilte, deren Axencylinderfortsatz *nach der Oberfläche hin* verläuft, um dort in die Köllikersche *Schicht markhaltiger Nervenfasern* an der Oberfläche der grauen Substanz überzugehen. MARTINOTTI zeigte dabei auch, dass durch die Weigert-Palsche Färbungsmethode sich erweisen lässt, dass diese Nervenfaserschicht nicht der alleräussersten Rindenschicht angehört, sondern noch von einer anderen subpialen Hirnschicht bedeckt ist. In Betreff der Neurogliazellen der Rinde zeigte derselbe Forscher, dass sich hier Zellen finden, »welche an die des Kleinhirnes erinnern, die platt an der freien Oberfläche befestigt und mit langen fadenförmigen und selten zerteilten Ausläufern versehen zum Teil in die graue Gehirnsubstanz auf $^2/_3$ ihrer Dicke eindringen». Unterhalb dieser befinden sich andere von sehr verschiedener Form. Beim Hunde sah er solche, welche sehr starke, meist nicht getheilte Ausläufer nach der Peripherie hin senden, die bis unter die Pia gehen und an ihrem Ende eine dreieckige Ausbreitung bilden, welche sich zwischen den Ausläufern der tellerförmig gruppirten Zellen einschiebt; von denselben Zellen gehen in verschiedenen Richtungen viel dünnere Ausläufer aus, von denen einige fast die ganze Rinde nach abwärts hin durchlaufen.

Hin und wieder in den letzteren Jahren mit Studien über den Bau der Grosshirnrinde beschäftigt, hatte ich oft die fraglichen Neurogliazellen der Oberflächenschicht in schöner Weise mittelst der Golgischen Methode gefärbt gesehen, aber, besonders beim Menschen andere, noch viel interessantere Bilder erhalten als die von MARTINOTTI beschriebenen und abgebildeten. Was mir aber sehr befremdend erschien, das war seine — und GOLGIS — Darstellung der *Protoplasmafortsätze der Pyramidenzellen.* Ich hatte nämlich stets bei guter Färbung eine reichliche, dichotomisch-dendritische Theilung dieser Fortsätze gesehen und die feinen verzweigten Fäserchen derselben oft auf ziemlich weite Strecken verfolgen können, ohne jemals eine Verbindung derselben mit Neurogliazellen oder Blutgefässen wahrnehmen zu können. In einer mir neulich durch die Güte des Verfassers zugekommenen, in spanischer Sprache veröffentlichten vorläufigen Mittheilung von RAMON Y CAJAL scheint mir dieser Forscher zu ähnlichen Resultaten gekommen zu sein, obwohl seine kurze Beschreibung und

[1]) CARLO MARTINOTTI, Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, herausg. v. W. KRAUSE, Bd 7, 1890.

schwach vergrösserte Abbildung diese Frage nur ganz beiläufig berücksichtigen. Unter derartigen Verhältnissen finde ich es angemessen, Einiges über meine betreffenden Ergebnisse mitzutheilen, indem in der jetzigen Lage der Hirnhistologie jede Erweiterung unserer Kenntnisse, ja sogar jede Bestätigung der neuen Lehren nicht ohne Werth ist.



Fig. 1.

Fig. 1. Neurogliazellen, äussere Enden der Ependymzellen und eine Pyramidenzelle aus einem Verticalschnitt der Grosshirnrinde eines jungen Hundes. Golgische Schnellsilberfärbung. Gez. bei Vérieks Obj. 6 Ocul. 3 (eing. Tub.). In d. Fototypi auf $^2/_3$ verkleinert.

Die *Neurogliazellen* der Grosshirnrinde zeigen beim *Kaninchen* und bei der *Ratte* die von Martinotti geschilderten Formen. In Fig. 5 und 6 habe ich einige solche Zellen beim Kaninchen abgebildet. Viele derselben liegen mit dem kernhaltigen Zellenkörper gerade in der Oberflächenebene und breiten sich dort abgeplattet aus, senden aber gewöhnlich wurzelartig verzweigte Ausläufer nach ab

wärts in die Rindensubstanz hinein. Nicht selten zieht ein starker Hauptast gerade oder geschlängelt in dieser Richtung hin, um nach reichlicher Verzweigung verschmälert aufzuhören (Fig. 6). Andere Zellen liegen mit dem kernführenden Körper in die Rindensubstanz eingesenkt; manche derselben schicken aber, wie Martinotti beim Hunde gesehen hat, starke Ausläufer nach der Oberfläche hin, wo sie dicht unter der Pia mit einer dickeren platten Ausbreitung enden (Fig. 6 links). Andere aber, und v. A. die

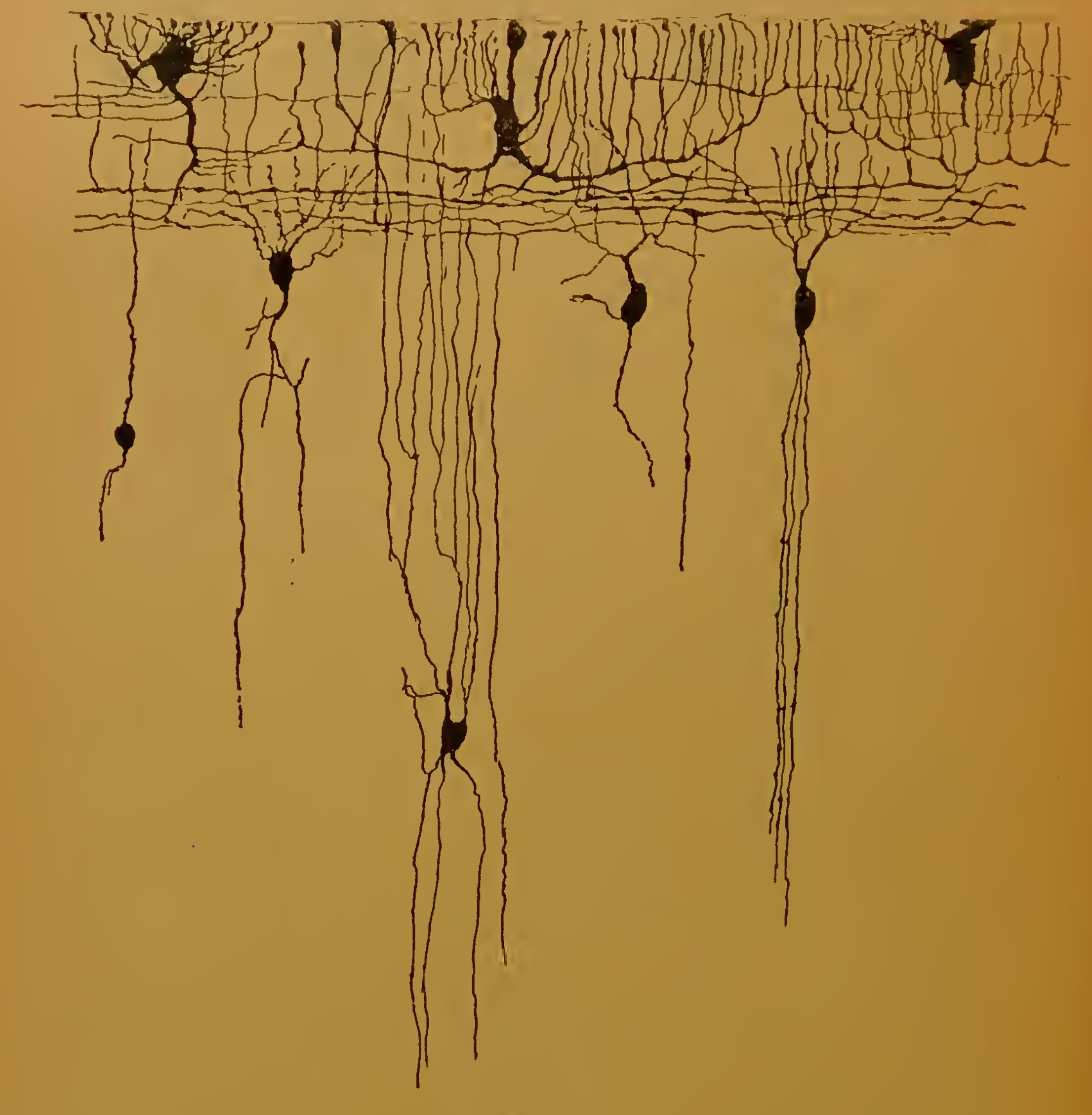


Fig. 2.

Fig. 2. Neurogliazellen mit ihren reichlichen verzweigten Ausläufern sowie Ganglienzellen aus einem Verticalschnitt der Grosshirnrinde (Gyr. centr. ant.) eines 8-monatlichen menschlichen Foetus. Beh. und Vergröss. wie in Fig. 1.

tiefer liegenden haben das von Golgi so reichlich abgebildete sternförmige Aussehen, haben aber verästelte Ausläufer (Fig. 5, 6). Es ist wichtig darauf hinzuweisen, dass man die also beschriebenen Neurogliazellen nicht mit den ebenfalls hier befindlichen, verzweigten Enden der Ependymzellen verwechseln darf (s. unten).

Beim *Hunde* (Fig. 1) kommen die soeben beim Kaninchen beschriebenen Formen der Neurogliazellen ebenfalls vor, treten

sogar noch kräftiger auf und lassen besonders schön die starken, nach der Oberfläche ziehenden Arme zur Erscheinung kommen. Die Wechselung der Gestalt der Zellen und ihrer Zweige ist in der That so gross, dass es sich kaum lohnt, eine gemeinsame Beschreibung derselben zu geben. Die in der Fig. 1 abgebildeten Zellen können indessen als Repräsentanten der wichtigeren Formen dienen. Hier, wie beim Kaninchen ist es aber wichtig, die Neurogliazellen nicht mit den Ependymzellen zu verwechseln. In der Fig. 1 sieht man eine Pyramidenzelle sich gegen die Oberfläche hin verzweigen und ausserdem drei feine Fasern vertical in derselben Richtung emporsteigen, um nach dichotomischer Theilung an der Oberfläche, oft mit knopfförmiger Verdickung, zu endigen. Es sind dies die äusseren Enden der von der Ventrikelfläche radial durch die Hirnsubstanz hindurchgetretenen Ependymzellen. Wenn nahe am äusseren Ende dieser Fasern sternförmige Neurogliazellen angelagert sind, wie an der rechten Faser der Fig. 1, so kann man bei oberflächlicher Betrachtung die Aeste der Ependymfasern für aufsteigende Arme der Neurogliazellen halten; man bemerkt aber bei genauerer Musterung die nach unten ziehende Fortsetzung der Ependymfaser.

Beim *Menschen* habe ich ebenfalls mit der Golgi'schen Methode in der Rinde der Grosshirnhemisphären dicht an der Oberfläche ein merkwürdiges Netz von Fasern gefärbt, welche von Zellenkörpern ausgehen, die theils in der Oberfläche selbst, theils nahe unter derselben liegen. In Fig. 2 und 3 sind aus Verticalschnitten zwei Partien dieser Neurogliastructuren abgebildet. Die Zellen haben im allgemeinen eine dicke, konische Gestalt und kehren das spitzigere Ende nach unten hin. Das breitere Ende der Zellen liegt oft in der Oberfläche (Fig. 3 links) oder auch schickt es dahin einen breiten Fuss (Fig. 2 rechts). In anderen Fällen ziehen vom Zellenkörper breitere oder schmälere Fortsätze nach der Oberfläche, in deren Nähe sie knopfförmig verdickt endigen. Vom Zellenkörper, besonders von dessen unterem Ende zweigen sich nach verschiedenen Seiten Aeste ab, welche in mehr oder weniger horizontaler (der Oberfläche paralleler, tangentialer) Richtung verlaufen. Sie ziehen gewissermassen guirlandartig gebogen weiter und lassen sich oft auf weite Strecken in der Rindensubstanz verfolgen; von ihnen zweigen sich nun während dieses Verlaufes zahlreiche Seitenzweige ab, welche fast immer nach der Oberfläche hin ziehen um in mehr oder weniger senkrechter Richtung emporsteigend mit einer kleinen Verdickung dort zu endigen. Indem nun von den verschiedenen Zellen die tangentialen Zweige in verschiedener Höhe verlaufen, entsteht oft ein eigenthümlich gegittertes Aussehen. Fig. 3 giebt eine solche Partie wieder, wo man bei einem 8 monatlichen menschlichen Foetus die in verschiedener Höhe ver-

laufenden, guirlandartigen, zahlreich verzweigten Astfasern der Neurogliazellen in ihrer eigenthümlichen Anordnung verfolgen kann. An der unteren Grenze dieser oberflächlichen Gliaschicht der Hirnrinde ziehen gewöhnlich zahlreiche Fasern in tangentialer Richtung hin.

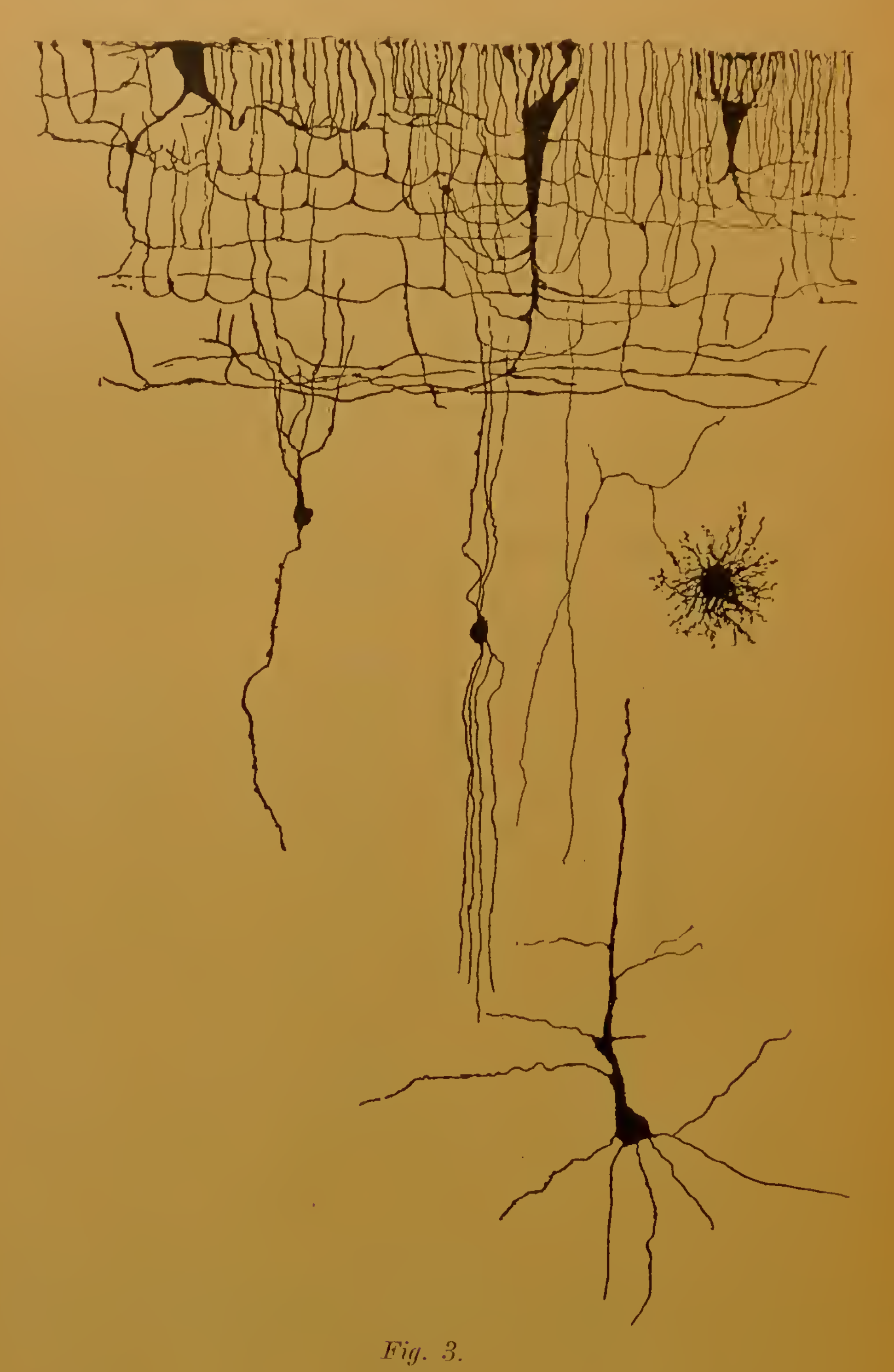


Fig. 3.

Fig. 3. Aus einem Verticalschnitt der Grosshirnrinde eines 8-monatlichen menschlichen Foetus, wie in Fig. 2.

In manchen Schnitten trifft man nur sparsame Zellenkörper; zuweilen sind keine solche vom Messer getroffen, sondern nur Fasern sind vorhanden; immer aber in der beschriebenen Anordnung, obwohl mit mancherlei Variationen. Die faserigen Ausläufer dieser Neurogliazellen haben ein steifes Aussehen; sie sind nicht varicös;

nicht selten sind sie recht stark und sind nur an den Theilungsstellen mit kleinen Verdickungen versehen. Die Höhe der Neurogliaschicht wechselt etwas an verschiedenen Stellen, sogar in derselben Region des Gehirns, wie aus der verschiedenen Höhe derselben in den Fig. 4 und 5 ersichtlich ist.

In den nach unten davon befindlichen Partien der Grosshirnrinde trifft man zahlreiche Neurogliazellen vom sternförmigen Typus (in Fig. 3 ist eine solche rechts abgebildet). In der Nähe der unteren Grenze der oben beschriebenen oberflächlichen Neurogliaschicht färben sich oft kleinere verzweigte Zellen, welche einen echten Ganglienzellentypus zeigen (Fig. 2, 3) und nicht anders darstellen können als kleine Pyramidenzellen; zuweilen kann man von ihrem unteren Ende einen einzigen Axencylinderfortsatz verfolgen; gewöhnlich theilt er sich und verliert seine Individualität, wie auch für diese Zellen nach CAJAL die Regel sein soll.

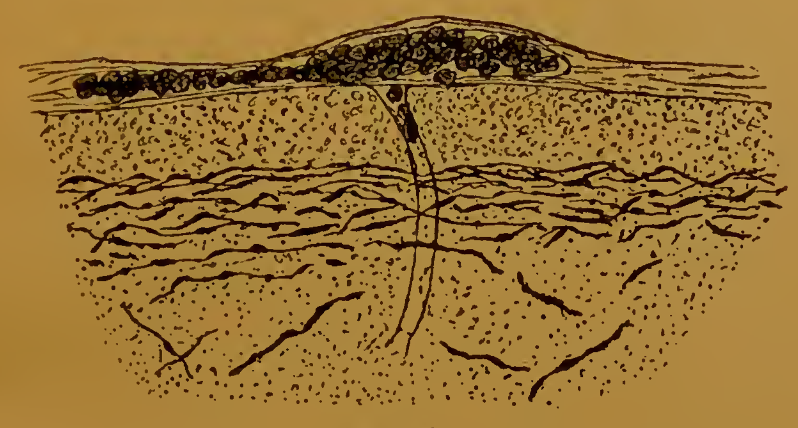


Fig 4.

Fig. 4. Verticalschnitt der oberflächlichen Schicht der Grosshirnrinde eines erwachsenen Menschen. Weigertsche Färbung. Gez. bei Vérick's Obj. 8 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).

In der oben beschriebenen Neurogliaschicht hat man offenbar ein Stützsystem der Gehirnoberfläche vor sich, welches in seinen Maschen andere Gebilde enthält. Welche Gebilde denn? Wie MARTINOTTI angegeben hat, breiten sich die markhaltigen Köllikerschen Nervenfasern nicht in der eigentlichen Oberfläche aus, sondern liegen etwas unter ihr, von einer dünnen Schicht bedeckt. In Fig. 4 gebe ich nach einem Weigertschen Präparat eine solche Partie wieder. Unter der Blutgefässe führenden Pia sieht man eine körnige Schicht und erst unter ihr bemerkt man die tangentialen markhaltigen Nervenfasern, von welchen sich einige nach unten umbiegen. Wenn man solche Präparate mit den oben beschriebenen Golgischen vergleicht, bekommt man die Ueberzeugung, dass die Markfasern in der Gliaschicht verlaufen müssen. Es sind aber noch andere Faserstructuren in ihr vorhanden, welche durch die Golgische Methode dargelegt werden können.

Die Pyramidenzellen, die grossen sowohl wie die kleinen, schicken bekanntlich ihren starken oberen Protoplasmafortsatz etwa senkrecht nach der Oberfläche hin. Er theilt sich dabei nicht nur in sparsame Zweige, wie Golgi und Martinotti in ihren Abbildungen angeben, um mit einer kleinen Verdickung und in Verbindung mit Neurogliazellen zu endigen. Im Gegen-

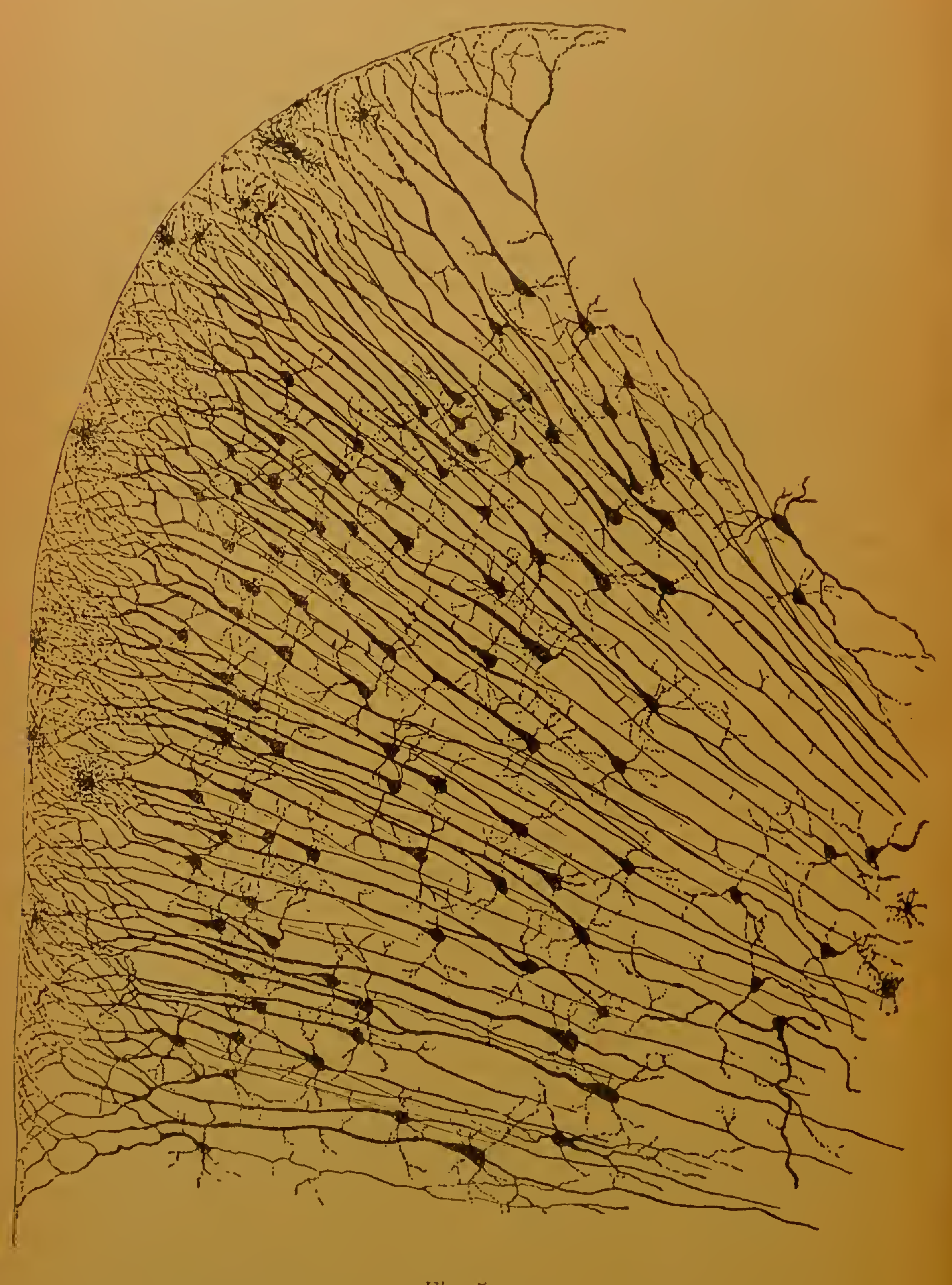


Fig. 5.

Fig. 5. Frontalschnitt der rechten Grosshirnhemisphäre des 2 Tage alten Kaninchens. Partie neben der Medianfurche. Golgische Schnellsilberfärbung. Gez. bei Vériks Obj. 2 und Ocul. 3 (eing. Tubus).

theil kann man stets bei guter Färbung — ich habe es besonders schön beim jungen Kaninchen und Hunde studiren können — die nach oben strebenden, wiederholt dichotomisch getheilten Fortsätze in reichlicher Verzweigung gegen die Oberfläche hin verfolgen. Alle diese dendritischen Aeste sind mit Knötchen versehen, varicös oder richtiger perlenschnurähnlich, indem die Faser hier und da mit ganz kleinen oder etwas grösseren Verdickungen versehen sind. In der Fig. 5 habe ich von einem Frontalschnitt aus der medianen Partie des Kaninchenhirns eine Stelle wiedergegeben, welche die Verzweigung zahlreicher Pyramidenzellen an der Oberfläche bei schwacher Vergrösserung zeigt. Fig. 6 stellt aus einer ebensolchen Partie einige Zellen bei stärkerer Vergrösserung dar. Die Verzweigungsart der oberen Protoplasmafortsätze geht aus diesen Abbildungen hervor; sie wechselt etwas, aber innerhalb gewisser Grenzen. Aus der neulich von Cajal mitgetheilten kleinen Figur (von der Maus) scheint es, als ob dieser Forscher die Verzweigungsart der Fortsätze in ähnlicher Weise auffasst. Die Aeste theilen sich zu wiederholten Malen, oft sehr reichlich, zu immer feineren Fasern, und diese verfilzen sich unter einander und mit denjenigen der Nachbarzellen zu einem intricaten Filz, welcher in der That der Punktsubstanz der Evertebraten, wie ich sie in den Ganglien des Bauchstrangs der Krebse neulich beschrieben habe, so ähnlich ist, dass ich nicht umhin kann, beide mit einander zu vergleichen. Die also zertheilten Fortsätze der einzelnen Pyramidenzellen hängen aber nicht direct mit einander zusammen; sie *anastomosiren nicht*, sondern schmiegen sich nur durch einander und lassen sich oft eine Strecke in tangentialer Richtung verfolgen.

Dieses System von verzweigten Protoplasmafortsätzen liegt offenbar auch in den Maschen des Neuroglianetzes und schlingt sich mit allen ihren feinen, perlenschnurähnlichen Fäserchen zwischen den Gliafasern hindurch. Das Gliasystem bildet also gewissermassen ein schützendes Stützsystem für die feinen Aestchen der Pyramidenfortsätze.

In dieser Schicht liegen aber noch andere Elemente, die neulich von Cajal genau beschriebenen polygonalen und spindelförmigen Ganglienzellen, welche meistens nach vorn und hinten ihre Fortsätze aussenden. Auf das Verhalten dieser auch von mir gesehenen Zellen werde ich indessen diesmal nicht eingehen, da ich hinsichtlich ihrer Ausbreitung keine sichere Angaben mittheilen kann.

Eine Frage aber, die mir von grosser Wichtigkeit zu sein scheint, will ich nicht unberührt lassen, die nämlich betreffs der verschiedenen Art der Fortsätze der Pyramidenzellen. Ausser den oben beschriebenen reichlich verzweigten Endästen der senkrecht

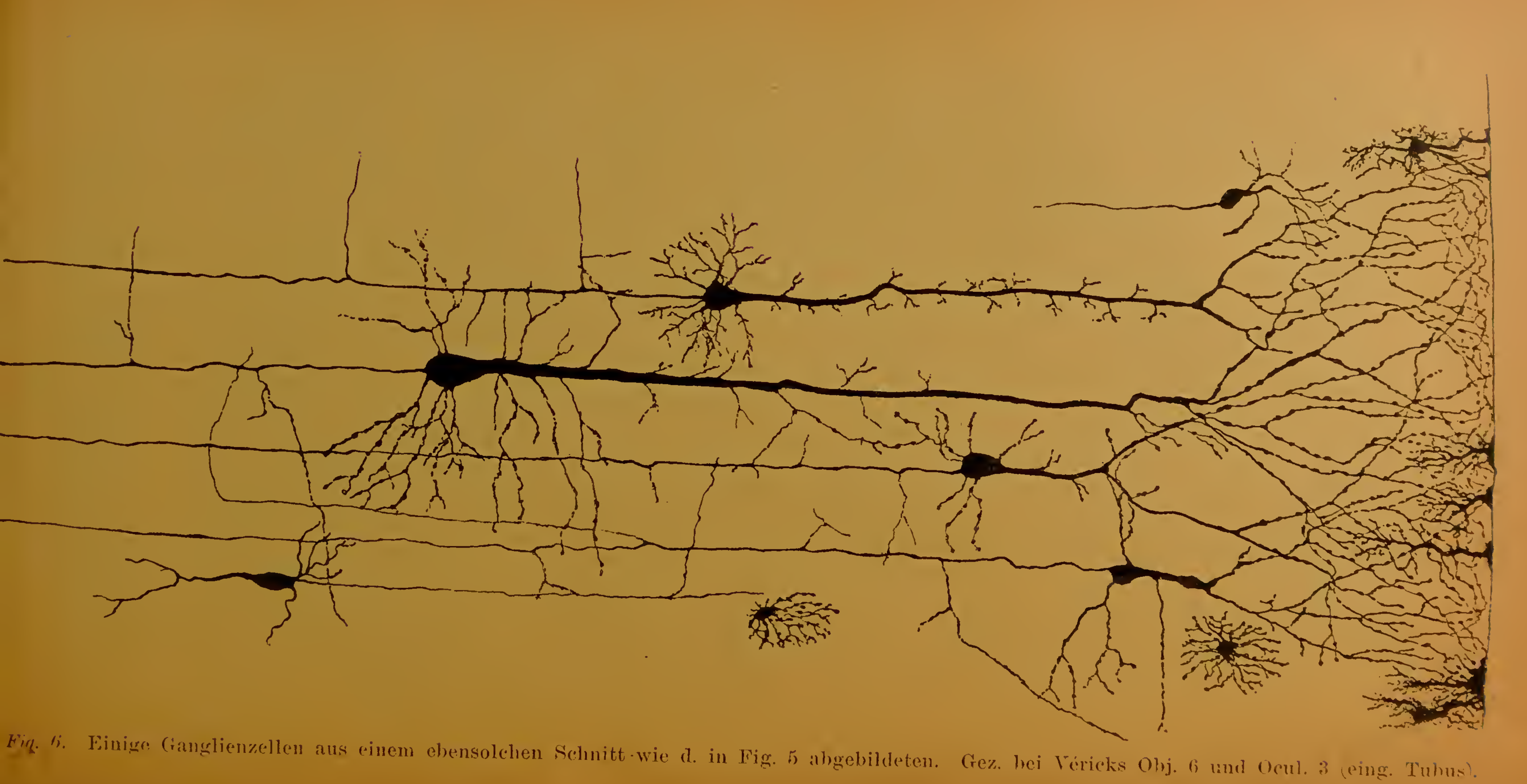


Fig. 6. Einige Ganglienzellen aus einem ebensolchen Schnitt wie d. in Fig. 5 abgebildeten. Gez. bei Vériks Obj. 6 und Ocul. 3 (eing. Tubus).

nach aussen ziehenden Protoplasmafortsätze zweigen sich sowohl vom Stamme derselben feine Aeste lateral ab, und ausserdem gehen bekanntlich vom Zellenkörper selbst zahlreiche stärkere und feinere knotig-protoplasmatische Aeste ab (Fig. 1, 2), welche man oft weit nach der Seite, nach unten und zuweilen nach oben hin verfolgen kann. Sind nun alle diese Protoplasmafortsätze von derselben physiologischen Dignität oder dienen sie verschiedenen Zwecken? Und in welchem Verhältniss stehen dann alle diese Fortsätze zu den Seitenzweigen, den Collateralen Cajals, der Axencylinderfortsätze? Bis auf weiteres ist es nicht möglich diese Fragen zu beantworten. Wenn man das von mir neulich beschrie-



Fig. 7.

Fig. 7. Aus einem Verticalschnitt der Rinde einer Kleinhirnwindung eines 7-monatlichen menschlichen Foetus. 5 Neurogliazellen mit Bergmannschen Fasern, eine Purkinjesche Zelle. Gez. bei Véricks 7 und Ocul. 3 (ausgez. Tubus). In der Fototypi auf $^3/_4$ verkleinert.

bene Verhalten der Fortsätze der unipolaren Ganglienzellen des Bauchstrangs der Krebse berücksichtigt, so müssen dort die Seitenzweige der Axencylinderfortsätze (der Stammfortsätze), welche sich in der Punktsubstanz verästeln, die Verbindung per contiguitatem mit anderen Zellensystemen vermitteln. Vom Zellenkörper selbst aber gehen — mit bestimmten seltenen Ausnahmen — keine Fortsätze aus. Also fehlen fast immer beim Krebs echte »Protoplasmafortsätze«. Vielleicht übernehmen die Seitenzweige der Axencylinderfortsätze die Rolle derselben. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass die echten Protoplasmafortsätze der Pyramidenzellen der Vertebraten eine *andere* Function und Bedeutung haben, welche

bei den Krebsen nicht repräsentirt ist. Dafür spreche auch die neulich von FLECHSIG nachgewiesene Thatsache, dass die Seitenzweige sich mit einer Scheide (Myelinscheide) umgeben und mithin als echte Nervenfasern erscheinen. Im Allgemeinen haben ja die Protoplasmafortsätze und die Seitenzweige ein verschiedenes Aus-



Fig. 8.

Fig. 8. Aus dem Verticalschnitt der Rinde einer Kleinhirnwindung eines 8-monatlichen menschlichen Embryo. Neurogliazellen mit Ausläufern (Bergmann schen Fasern und inneren Ausläufern). Rechts zwei Purkinjesche Zellen mit den Seitenzweigen der Axencylinderfortsätze. Gez. bei Vericks Obj. 6 und Ocul. 3 (eing. Tub.). In der Fototypi auf $^3/_4$ verkleinert.

sehen. Es eröffnet sich durch die neuen Entdeckungen, die vermittelst der Golgischen Methode gemacht worden sind. in der That eine ganze Reihe von wichtigen Fragen, von denen hoffentlich manche gerade durch diese Methode — und durch die Ehrlichsche — erledigt werden können.

Ehe ich diese kurze Mittheilung abschliesse, in welcher ich eigentlich nur das Verhalten der oberflächlichen Neurogliazellen und ihrer Fortsätze sowie die fein dendritische — aber nicht netzförmige» — Endverzweigung der äusseren Protoplasmafortsätze in der Oberflächenschicht der Hirnrinde zu behandeln beabsichtigte, füge ich noch ein Paar Abbildungen aus der Rinde des Kleinhirns des Menschen (7- und 8-monatliche Foetus) hinzu, um das Verhalten der Bergmannschen Fasern darzulegen. Diese Figuren stimmen wesentlich mit denen von CAJAL (1890)[1]) bei der Katze gesehenen überein; diese Figuren, welche vom menschlichen Foetus stammen, sind aber gewissermassen noch prägnanter. Man sieht die Bergmannschen Fasern bündelweise von Zellenkörpern dendritisch ausgehen, welche unten in der »Lage der Körner» liegen, und von dort in fast parallem, senkrechtem Verlaufe bis zur äussersten Fläche der Hirnrinde aufsteigen und erweitert endigen. Eigenthümlich sind die oft nach unten ziehenden varicös-knotigen Fortsätze dieser Gliazellen (Fig. 8), welche gewissermassen Nervenfasern simuliren.

Wenn man die Bergmannschen Faserzellen mit den oben in der Grosshirnrinde des Menschen beschriebenen Neurogliazellen vergleicht, findet man in der That eine Aehnlichkeit, indem die Fortsätze auch bei den letzteren meistentheils senkrecht zur Oberfläche emporsteigen; die Regelmässigkeit der Anordnung der Fasern, wie sie bekanntlich in der Kleinhirnrinde vorliegt, wird in der Grosshirnrinde jedoch nicht erreicht.

[1]) RAMON Y CAJAL, Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie, Bd 7, 1890.